Rev. Écol. Biol. Sol, 1977, **14** (1): 45-61.

Intermue et températures léthales chez les insectes Collemboles Arthropléones I. — Hypogastruridae et Onychiuridae

PAR

Jean-Marc THIBAUD

Laboratoire d'Écologie du Museum National
4, avenue du Petit-Château. F. 91800 Brunoy

INTRODUCTION

Suite à nos travaux de 1970 et 1975, nous poursuivons l'analyse de l'action de la température sur l'intermue des Collemboles Arthropléones adultes, ainsi que l'étude des températures léthales.

La *température* est l'un des facteurs écologiques les plus importants de la répartition et de la biologie des Collemboles. Elle agit directement sur leur physiologie et indirectement sur les autres facteurs écologiques physiques. Quant à l'*intermue* chez l'adulte c'est une des principales caractéristiques de la biologie de ces insectes, caractéristique relativement facile à étudier.

Les données sont peu nombreuses et parcellaires. Une des plus anciennes est celle de NICOLET (1842) sur les limites de vie de *Hypogastrura viatica* : entre — 12° C et + 38° C. Puis celle de SOMMER (1885) sur l'intermue de *Tomocerus longicornis* : entre 14 jours et 3 semaines (sans précision de température). Ensuite, HANDSCHIN (1926), STREBEL (1929 et 1932), RIPPER (1930), DAVIS et HARRIS (1936), NORDBERG (1936) apportèrent quelques autres données. Il fallut attendre STREBEL (1938) et AGRELL (1941) pour avoir une étude plus globale de l'intermue en fonction de la température, de la longévité, des preferendums, des températures léthales et limites de vie. LINDENMAN (1950) apporta sa contribution sur l'étude des *Orchesella*. BRITT (1951), WILSON (1960), puis MILNE (1960) ainsi que CHOUDHURI (1963, sur des Onychiuridae), JANETSCHEK (1963), SHARMA et KEVAN (1963), HALE (1965), STREBEL (1965) et JANETSCHEK (1967) enrichirent les résultats.

THIBAUD (1968 et 1970) donna l'intermue en fonction de la température chez 11 espèces d'Hypogastruridae édaphiques et « cavernicoles », ainsi que d'autres données écophysiologiques. MAÏS (1969), ASHRAF (1969), TANAKA (1970), JOOSE et VELTKAMP (1970), NIIJIMA (1973), SNIDER (1973 et 1974), GREGOIRE-WIBO (1974) et CHELNOKOV (1974), apportèrent aussi leur contribution à la connaissance de ce facteur. Enfin, THIBAUD (1975) compléta ses données sur sept autres espèces d'Hypogastruridae et d'une Onychiuridae.

Nous donnons dans les tableaux suivants tous ces résultats résumés. Dans la colonne « θ léthales absolues », les chiffres entre-parenthèses avec un F indiquent le niveau léthal primaire de Fry (: θ léthale).

Espèce	Auteurs	θ léthales absolues		Longévité	Optimum global (« absolu »)	Intermue en f (θ° C)
		inf.	sup.			
PODURIDAE *Podura aquatica*	STREBEL, 1932	vers — 10° C	vers 40° C	—	—	
HYPOGASTRURIDAE *Hypogastrura boldorii*	STREBEL, 1965	— 8° C	—	7 à 13 m	—	de 5 à 23° C ($\overline{m}$: 14° C) : tous les 3 à 30 j ($\overline{m}$: 13 j)...
H. manubrialis	RIPPER, 1930	— 13° C	42° C	5 à 10 m	6 à 24° C	à 22° C : tous les 5 à 7 j. (exp. de jeûne : 30 à 45 j. avant †).
H. purpurescens	STREBEL, 1926	— 16° C	40° C	7 à 9 m	10 à 15° C	
H. purpurescens	THIBAUD, 1970	— 10° C (F : — 3° C)	44° C (F : 31° C)	6 à 12 m (8 m)	7 à 20° C (11° C)	à 27,5° C : 10 j ; à 10,5° C : 15 j ; à 6,5° C : 24 j ; ...
H. viatica	NICOLET, 1842	— 12° C	38° C	—	—	
Ceratophysella armata	AGRELL, 1941	— 2° C à + 2° C	— —	— —	— —	
	BRITT, 1951	— 11° C	40° C	4 m	—	à 24° C (?) : 5 j.
C. bengtssoni	THIBAUD, 1968	— 10° C (F : — 2° C)	44° C (F : 31° C)	6 à 12 m (8 m)	6 à 20° C (11° C)	à 27,5° C : 90 j ; à 10,5° C : 10 j ; à 6,5° C : 20 j ;...
C. denticulata	THIBAUD, 1970	— 10° C (F : — 2° C)	44° C (F : 33° C)	6 à 12 m (8 m)	7 à 22° C (12° C)	à 27,5° C : 5 j ; à 10,5° C : 12,5 j ; à 6,5° C : 19 j ;... HALE (1965) à 15° C : 8 j ; à 8° C : 22,6 j.
Triacanthella perfecta	THIBAUD, 1975	(F : — 1° C)	(F : 28° C)	6 à 12 m (8 m)	6 à 16° C (9 à 11° C)	à 20° C : 8 j ; à 10,5° C : 15 j ; à 6,5° C : 18 j ; ...
Xenylla maritima	NORDBERG, 1936	+ 3° C	48° C	—	(23° C)	
Mesachorutes quadriocellatus	THIBAUD, 1968	— 15° C (F : — 5° C)	44° C (F : 32° C)	8 à 16 m (12 m)	6 à 17° C (10° C)	à 27,5° C : 60 j ; à 10,5° C ; 17 j ; à 6,5° C : 26 j ;...

Espèce	Auteurs	θ léthales absolues		Longévité	Optimum global (« absolu »)	Intermue en f (θ° C)
		inf.	sup.			
HYPOGASTRURIDAE *Mesogastrura ojcoviensis*	THIBAUD, 1968	— 15° C (F : — 5° C)	45° C (F : 33° C)	8 à 16 m (12 m)	6 à 17° C (11° C)	à 27,5° C : 26 j ; à 10,5° C : 15 j ; à 6,5° C : 25 j ;...
Acherontiella variabilis	THIBAUD, 1970	— 10° C (F : — 3° C)	40° C (F : 26° C)	8 à 16 m (12 m)	6 à 17° C (10° C)	à 18,5° C : 17 j ; à 10,5° C : 24 j ; à 6,5° C : 32 j ;...
Schaefferia coeca	THIBAUD, 1968	— 10° C (F : — 2° C)	40° C (F : 26° C)	8 à 15 m (12 m)	5 à 15° C (8 à 10° C)	à 22,5° C : 11 j ; à 10,5° C : 18 j ; à 6,5° C : 26 j ;...
S. decemoculata	THIBAUD, 1975	— 10° C (F : — 2° C)	40° C (F : 26° C)	8 à 14 m (12 m)	6 à 14° C (9° C)	à 22,5° C : 9 j ; à 10,5° C : 15 j ; à 6,5° C : 24 j ;...
S. emucronata	THIBAUD, 1975	— 10° C (F : — 2° C)	40° C (F : 26° C)	8 à 15 m (12 m)	6 à 14° C (10° C)	à 22,5° C : 10,5 j ; 10,5° C : 18 j ; à 6,5° C : 27 j ;...
S. pouadensis	THIBAUD, 1970	— 10° C (F : — 2° C)	41° C (F : 27° C)	8 à 16 m (12 m)	7 à 15° C (10 à 15° C)	à 22,5° C : 11 j ; à 10,5° C : 20 j ; à 6,5° C : 30 j ;...
S. quadrioculata	THIBAUD, 1975	— 10° C (F : — 2° C)	41° C (F : 27° C)	8 à 15 m (12 m)	6 à 14° C (10° C)	à 22,5° C : 10 j ; à 10,5° C : 18 j ; à 6,5° C : 28 j ;...
S. willemi	THIBAUD, 1968	— 10° C (F : — 2° C)	40° C (F : 26° C)	8 à 15 m (12 m)	5 à 15° C (10° C)	à 22,5° C : 10 j ; à 10,5° C : 16 j ; à 6,5° C : 19 j ;...
Bonetogastrura balazuci	THIBAUD, 1968	— 10° C (F : — 2° C)	40° C (F : 25° C)	8 à 18 m (14 m)	5 à 14° C (10,5° C)	à 18,5° C : 17 j ; à 10,5° C : 18,5 j ; à 6,5° C : 28 j ;...
Typhlogastrura atlantea	THIBAUD, 1975	— 10° C (F : — 2° C)	(F : 26° C)	8 à 18 m (14 m)	6 à 14° C (10° C)	à 20° C : 12 j ; à 10,5° C ; 23j ; à 6,5° C : 40 j ...
T. breuili	THIBAUD, 1975	— 10° C (F : — 1° C)	(F : 27° C)	8 à 18 m (14 m)	6 à 14° à (10° C)	à 18,5° C : 15 j ; à 10,5° C : 18 j ; à 6,5° C : 32 j ;...
T. mendizabali	THIBAUD, 1975	— 10° C (F : — 3° C)	(F : 28° C)	8 à 18 m (14 m)	5 à 13° C (10 à 12° C)	à 20° C : 12 j ; à 10,5° C : 32 j ; à 6,5° C : 46,5 j ;...
Gomphiocephalus hodgoni	JANETSCHEK, 1963-1967	— 28° C	33° C	1 à 2 ans (5 m actifs)	7 à 17,5° C (11,3° C)	de — 7 à + 9° C ($\overline{m}$: + 1° C) : tous les 6,4 à 8,2 j ; ...

Espèce	Auteurs	θ léthales absolues		Longévité	Optimum global (« absolu »)	Intermue en f (θ° C)
		inf.	sup.			
NEANURIDAE *Neanura muscorum*	AGRELL, 1941	0 à + 2° C	—	—	10 à 20° C	
ONYCHIURIDAE *Tetrodontophora bielanensis*	THIBAUD, 1975	(F : — 1° C)	(F : 28° C)	1 à 3 ans (18 m)	8 à 11° C (9 à 10° C)	à 12° C : 42 j ; à 10,5° C : 58 j ; à 6,5° C : 62 j ;...
Protaphorura armatus	AGRELL, 1941	— 1° C à + 1° C	35° C	—	5 à 15° C (8 à 10° C)	
	SNIDER, 1974	—	—	6 à 14 m (10,7 m)	—	à 26° C : 7,1 j ; à 21° C : 7,6 j ; à 15° C : 16,5 j.
P. articus	AGRELL, 1941	— 2° C à 0° C	35° C	—	—	
Onychiurus cavernicolus et *O. vornatscheri*	MAIS, 1969	—	—	5 à 20° C	—	
P. fimatus	CHOUDHURI, 1963	—	40 à 42° C (F : 33° C)	9 m à 10° C	—	à 30° C : 5,1 j ; à 24° C : 7 j ; à 16° C : 8 j ; à 10° C : 10 j.
P. furcifer	MILNE, 1960	—	—	—	—	à 12° C : 28 j (5e st.) ; HALE (1965) : à 15° C : 15 j.
O. imperfectus	CHOUDHURI, 1963	—	36 à 38° C (F : 30° C)	9 m à 10° C	—	à 28° C : 5,6 j ; à 20° C : 7,4 j ; à 16° C : 8,1 j ; à 10° C : 9,5 j.
P. latus	MILNE, 1960	—	—	1 an à 5° C	—	à 12° C : vers 60 j (5e st.) ; HALE (1965) : à 15° C : 22 j.
P. parthenogeneticus (= *hortensis*)	CHOUDHURI, 1963	—	40 à 42° C (F : 33° C)	—	—	à 32° C : 4,2 j ; à 24° C : 5,8 j ; à 16° C : 7,6 j ; à 9°C : 9,7 j.
P. procampatus	MILNE, 1960	—	—	1 an à 12° C		à 12° C : vers 45 j ; HALE (1965) : à 15° C : 19 j.
P. tricampatus	HALE, 1965	—	—	—	—	à 15° C : 19 j.
Tullbergia krausbaueri	MILNE, 1960	—	—	+ de 6 m	—	à 12° C (?) : 8 à 15j ; HALE (1965) : à 15° C : 15 j.

Espèce	Auteurs	θ léthales absolues		Longévité	Optimum global (« absolu »)	Intermue en f (θ° C)
		inf.	sup.			
ISOTOMIDAE *Anurophorus laricis*	AGRELL, 1941	— 2 à + 2° C	38° C	—	—	
Agrenia bidenticulata	AGRELL, 1941	— 2 à 0° C	—	—	10 à 20° C (17° C)	
Folsomia candida	PALEVODY, 1966-74	—	—	—	—	à 10,5° C : 10j. (8 à 15). (1974) : à 15° C : 8 j.
	SNIDER, 1973	—	—	4 à 12 m (8 m)		à 26° C : 5,2 j ; à 21° C : 5,5 j ; à 15° C : 8,5 j (6 à 13).
F. microchoeta	AGRELL, 1941	— 10 à — 4° C	35° C	—	5 à 10° C (8° C)	
F. quadrioculata	AGRELL, 1941	— 1 à + 1° C	35° C	—	10 à 20° C (15° C)	GREGOIRE-WIBO (1974) : à 20° C : 11 j. (7 à 18 j.).
F. similis	SHARMA et KEVAN, 1963	—	—	—	—	5e et 6e st : à 24° C : 12,5 j ; à 22° C : 7,5 j ; à 17° C : 10 j ; à 11° C : 15 j. (7 à 33).
Isotoma notabilis	AGRELL, 1941	0 à + 4° C	38° C	—	13 à 23° C (19° C)	
	SHARMA et KEVAN, 1963	—	—	—	—	$\overline{m}$ des 5.1er *st* : à 17° C : 4,2j ; à 11° C : 7,7 j ; à 6° C : 12,5 j ; à 4° C : 24,7 j.
I. olivacea	AGRELL, 1941	0 à + 2° C	—	—	8 à 16° C (12° C)	
I. violacea	AGRELL, 1941	— 4 à 0° C	35° C	—	5 à 20° C (10° C)	
I. viridis	AGRELL, 1941	— 3 à — 1° C	—	—	5 à 20° C (10° C)	JOOSE et VELT-KAMP (1970) : à 20° C : 4,6 j (de 2 à 8).
Desoria trispinata	TANAKA, 1970	—	—	3,8 m à 10° C	—	à 30° C : 1,4 j ; à 25° C : 1,5 j ; à 20° C : 2,4 j.

Espèce	Auteurs	θ léthales absolues		Longévité	Optimum global (« absolu »)	Intermue en f (θ° C)
		inf.	sup.			
Isotomidae (suite) *Isotomiella minor*	Agrell, 1941	0 à + 2° C	—	—	8 à 16° C (12° C)	
Pseudisotoma sensibilis	Agrell, 1941	— 8 à — 4° C	40° C	—	5 à 20° C (10° C)	
Entomobryidae *Sinella curviseta*	Niijima, 1973	—	38,5° C (Willson)	—	—	6e *st* : à 30° C : 4,1 j ; à 20° C : 5,4 j ; à 15° C : 8 j.
Entomobrya marginata	Strebel, 32 Norberg, 36 Agrell, 1941	— + 5° C — 4 à — 2° C	— 46° C —	au -6 m et 3 s. — —	— (26° C) 10 à 20° C (16° C)	
Entomobrya nivalis	Norberg, 1936 Agrell, 1941	+ 3° C — 7 à — 4° C	45° C —	— —	— 5 à 20° C (9° C)	
Orchesella bifasciata	Lindenman, 1950	—	—	2 à 3,5 m à 22° C (3 m)	—	à 22° C : 4 j. (2 à 10) ; à 19° C : 5,3 j
O. capillata	Lindenman, 1950	—	—	1,5 à 2,5 m (2 m)	—	2 à 12 j (m : 6 j.)
O. cincta	Lindenman, 1950	—	—	3 à 9 m (5,5 m)	—	à 22° C : 4,6 ; à 19° C : 5,4 j ; à 14° C : 10, 2 j. Joose et Veltkamp (1970) : à 20° C : 4,7 j.
O. flavescens	Lindenman, 1950	—	—	2,5 à 7 m (4 m)	—	à 22° C : 5,1 j ; à 19° C : 6,1 j ; à 14° C : 11,1 j.
O. jurassica	Lindenman, 1950	—	—	2 à 3 m (2,6 m)	—	à 22° C : 4,9 j ; à 19° C : 5 j (3 à 12).
O. quinquefasciata	Lindenman, 1950	—	—	2 à 12 m (7 m)	—	à 22° C : 5,6 j ; à 19° C : 5,5 j.
O. villosa	Lindenman, 1950	—	—	6 à 14 m (10 m)	—	à 22° C : 5,1 j ; à 19° C : 6,2 j ; à 14° C : 11,6 j ; à 11° C : 20 j.
Lepidocyrtus cyaneus	Norberg, 1936	+ 5° C	48° C	—	—	

Espèces	Auteurs	θ léthales absolues		Longévité	Optimum global (« absolu »)	Intermue en f (θ° C)
		inf.	sup.			
ENTOMOBRYIDAE *L. lanuginosus*	AGRELL, 1941	— 2 à 0° C	40° C	—	9 à 16° C (13° C)	
Pseudosinella alba	SHARMA et KEVAN, 1963	—	—	—	—	5 et 6e *st* : à 24° C : 6,5 j ; à 17° C : 13 j ; à 11° C : 16 j (11 à 21).
P. decipiens	BARRA *in litteris*	—	—	1 à 4 ans (2 ans, 8 m)	—	à 12° C : 19,5 j ; à 10° C : 23,5 j.
P. impediens	BARRA *in litteris*	—	—	2 à 5 ans (3 ans, 7 m)	—	à 12° C : 16 j ; à 10° C : 22 j.
P. pettersent	SHARMA et KEVAN, 1963	—	—	—	—	5 et 6e *st* : à 24°C : 5,5 j ; à 17° C : 11,5 j ; à 11° C : 15 j (12 à 21).
P. subduodecima	BARRA in *litteris*	—	—	—	—	à 11,5°C : 11 à 14 j.
P. violenta	DAVIS et HARRIS, 1936	—	—	—	30° C	à 30° C : 2 à 3 j.
TOMOCERIDAE *Tomocerus minor*	STREBEL, 1932	—	—	6,5 à 12 m	—	JOOSE et VELTKAMP (1970) : à 20° C : 5,5 j (de 3 à 9 j).
T. vulgaris	STREBEL, 1938	—	—	1 à 1,5 an (1,3 an)	—	à 22,5° C : 6,3 j ; à 20,5° C : 9,75 j ; à 15,5° C : 11 j ; à 10,5° C : 16 j (11 à 23).
	AGRELL, 1941	0 à + 2° C	—	—	8 à 16° C (12° C)	
	CHELNOKOV, 1974	hiver : — 19° C Juillet : — 9,2° C	—	—	—	
PARONELLIDAE *Callyntrura chibai*	CHIBA, 1976	—	—	—	—	à 26° C : 3,8 j.

Pour chacune des espèces étudiées, nous avons cherché les températures limites de vie : à l'extérieur de ces deux limites se situent les *températures léthales, supérieure et inférieure.* Ces températures léthales sont conventionnellement celles auxquelles 50 % des individus d'une population meurent en

24 heures (« *niveau léthal primaire* » de FRY, 1947 : F dans les tableaux précédents). Entre les deux températures léthales existe une zone favorable à la vie, à l'intérieur de laquelle on peut trouver l'*optimum thermique global* (zone assez large comprise entre deux températures) ou *absolu* (plus ponctuel : aux alentours d'une température). Ces optimums thermiques absolu ou global combinent, respectivement, une température ou une zone de température très favorable ou favorable à la célérité des phénomènes biologiques et physiologiques et une mortalité la plus basse ou assez basse ($\leqslant$ 10 % environ ; parfois 20 %).

ESPÈCES ÉTUDIÉES

Toutes les espèces ci-dessous ont été récoltées, sauf exceptions indiquées, par nos soins et ramenées au laboratoire pour élevages et expériences au polythermostat à huit cases (— 2° C à + 40° C) dont les différentes températures sont contrôlées en permanence par un thermo-enregistreur à 16 pistes. Nous avons aussi utilisé un réfrigérateur (+ 10° C ± 1° C), une petite cuve où la température s'élève graduellement de 15 à 45° C en 30 minutes environ et une chambre climatisée à 9° C ± 1° C.

Tous les élevages et expériences sont faits dans une humidité relative de l'air à saturation.

Hypogastruridae :

1) *Typhlogastrura topali* (Loksa et Bogojevic, 1967) : grotte de Vilina Kucina (ou Vilina pecina ou Vilin Stan), (com. de Komoloc, près de Dubrovnick ; Yougoslavie). Dans la grotte et sur et dans le guano abondant dans cette cavité.

2) *Bonetogastrura cavicola* (Börner, 1901) : grotte de Buchner (Krottenhof ; Allemagne) (1).

3) *Acherontides vivax* Yosii, 1956 : grotte de Ryusen-shindô (Iwaizumi ; Iwaté-pref ; Japon).

Onychiuridae :

4) *Onychiurus pseudogranulosus* Gisin, 1951 : grotte de Ste Catherine (com. de Balaguerres ; Ariège ; France).

5) *Onychiurus silvarius* Gisin, 1952 : grotte d'Istaourdy (com. Aussurucq ; Pyrénées Atl. ; France).

6) *Onychiurus sp.* : grotte de Dimnice (près de Markovščina ; Yougoslavie).

7) *Onychiurus sp.* : grotte des Trois Frères (com. de Montesquieu-Avantes ; Ariège ; F.).

8) *Protaphorura trivontoernei* (Gisin, 1957) : Ghetarul de la Scărişoara (Girda ; Roumanie).

9) *Protaphorura vannieri* (Massoud, 1968) : Parc du Laboratoire d'Écologie du Muséum à Brunoy (Essonne ; F.).

Isotomidae :

10) *Folsomia candida* (Willem, 1902) : grotte-laboratoire de Moulis (Ariège ; France).

Entomobryidae :

11) *Heteromurus nitidus* (Templeton, 1835) : grotte de Liqué (com. Moulis ; Ariège ; France) ; grotte de Vilina Kucina (com. Komoloc ; près de Dubrovnik ; Yougoslavie) ; grotte de Postojna (Slovénie ; Y.), grotte de Skojanske (près de Divacă ; Slovénie ; Y.) et Catacombes de Paris.

(1) Nous remercions ici notre collègue le Docteur H. PLACHTER de nous avoir aimablement transmis ce matériel.

12) *Pseudosinella subinflata* Gisin et da Gama, 1969 : grotte d'Iribery (com. Bustince-Iribery ; Pyr. Atl. ; F.).

13) *P. theodoridesi* Gisin et da Gama, 1969 : grotte de Liqué (com. Moulis ; Ariège. F.).

14. *P. vandeli* Denis, 1923 : grotte de Hautecourt (com. de Hautecourt ; Ain ; F. (1).

15) *P. virei* Absolon, 1901 : grotte de Paysa (com. Salsein ; Ariège ; F.).

Tomoceridae :

16) *Tomocerus minor* (Lubbock, 1862) : grotte de Ste Catherine (Balaguerres ; Ariège ; F.) ; Parc du laboratoire à Brunoy (Essonne ; F.).

17) *T. problematicus* Cassagnau, 1964 : grotte de l'Espugne (Saleich ; Hte Garonne ; F.) ; grotte de Moulis (Ariège ; F.) ; grotte de Ste Catherine (Balaguerres ; Ariège ; F.).

18) *T. vulgaris* (Tullberg, 1871) : parc à Cuzy (com. Flez-Cuzy ; Nièvre ; F.).

19) *Tritomurus scutellatus* Frauenfeld, 1854 : grotte de Planina ou Planiska jama (Planina ; Slovénie ; Yougoslavie).

20) *Plutomurus sp.* : grotte Saiko-Kômori - Ana (Mt Fugi ; Japon) .

ÉTUDE DES TEMPÉRATURES LÉTHALES SUPÉRIEURES

Nous nous sommes limités aux températures léthales supérieures. Les températures léthales inférieures sont en effet plus difficiles à étudier, la « mortalité » n'étant pas toujours facile à vérifier. Elles sont généralement comprises entre — 1 et — 3° C (« *absolues* » entre — 10 et — 15° C) et donc étroites et peu « sélectives » ou « caractéristiques ». Les températures léthales *supérieures* elles, par contre, sont de bonnes « indicatrices » de la biologie de l'espèce.

Nous utilisons la méthode des « températures constantes », complétée par quelques expériences à « températures variables ». La méthode des « températures constantes » (JACOBS, 1918) élimine en partie le « choc thermique » et l'effet « d'acclimatation ». Pour cela, les animaux pris dans l'enceinte d'élevage (10° C ± 1° C), sont placés dans l'enceinte expérimentale (polythermostat) où, dans un temps assez court (15 à 30 minutes), la température à tester est atteinte. Nous expérimentons sur 5 à 20 individus selon les espèces et faisons la *moyenne des durées de survie* ; nous notons aussi le *temps écoulé* pour obtenir 50 % de mortalité. La *température léthale* est, conventionnellement, celle à laquelle 50 % des individus d'une population meurent en 24 heures (« *niveau léthal primaire* » de FRY, 1947).

Les animaux sont placés dans des petits flacons d'élevage à substrat plâtre/argile de grotte et à H.R. de l'air à saturation. Pour nourriture, nous leur donnons de la levure de boulanger séchée et de la Tetramin (aliment pour poissons d'aquarium).

A 45° C, chez toutes les espèces étudiées, la mort est pratiquement instantanée. Les températures léthales supérieures « *absolues* » sont situées entre 45° et 40° C.

La variation individuelle est forte vers les températures léthales supérieures (entre 24 et 34° C) ; les animaux n'étant sans doute pas tous dans les mêmes conditions physiologiques (âge, sexe, cycle de mue, ovogenèse ou spermatogenèse, ...), certains sont ainsi peut-être plus résistants que d'autres ; ils « s'acclimatent » en partie à ces assez fortes températures.

Par contre, pour les plus fortes températures (35 à 40° C), le « choc thermi-

(1) Nous remercions ici nos collègues Mme BOUVET et Mlle TURQUIN de nous avoir aimablement transmis ce matériel.

que » étant plus important, le comportement physiologique de l'ensemble des individus est affecté pareillement et la variabilité individuelle est alors très faible.

Nous donnons dans les deux tableaux suivants les *températures léthales supérieures* (θ † sup^{re}) ± 1° C près environ.

L'INTERMUE CHEZ L'ADULTE SOUMIS A DIFFÉRENTES TEMPÉRATURES CONSTANTES

Ces expériences ont été poursuivies sur un ou deux ans. Les deux tableaux suivants résument nos résultats sur l'*action de différentes températures constantes sur l'intermue moyen de l'adulte.* Pour connaître celui-ci nous avons placé dans les diverses cases du Polythermostat des flacons d'élevage contenant des adultes isolés. A 27,5 et 24° C nous avons expérimenté sur 1 à 12 intermues selon les espèces, en général 5 (15 à 40 chez *Folsomia, Pseudosinella vandeli, Heteromurus nitidus* et *Tomocerus minor*) ; à 18 et 14,5° C sur 2 à 15 intermues selon les espèces, en général 9 (20 à 40 chez *Pseudosinella subinflata, Tomocerus minor,*

	Onychiurus silvarius	*Onychiurus pseudogranulosus*	*Onychiurus* sp. (G. des 3 Frères)	*Protaphorura triontaberni*	*Onychiurus* sp. (G. de Dimnice ; Y.)	*Protaphorura vannieri*
θ léthales sup^{res} (Fry)	25,5° C	25,5° C	25,5° C	26° C	26° C	27° C
27,5° C	†	†	†	†	†	†
24° C	8 ± 2 ^{80}	11 ± 4 ^{76}	10 ± 4 ^{80}	6,5 ± 1 ^{78}	16 ± 4 ^{90}	27 ^{95}
18° C	10 ± 3 ^{30}	12 ± 4 ^{30}	11 ± 4 ^{31}	10 ± 4 ^{30}	19 ± 5 ^{80}	32 ± 6 ^{90}
14,5° C	11 ± 4 ^{15}	13 ± 4 ^{15}	12,5 ± 5 ^{14}	16 ± 5 ^{17}	22 ± 5 ^{60}	38 ± 8 ^{70}
10° C	21 ± 5 ^{8}	21 ± 4 ^{10}	23 ± 8 ^{10}	33 ± 7 ^{12}	25 ± 7 ^{20}	50 ± 20 ^{26}
7° C	30 ± 7 ^{6}	26 ± 6 ^{5}	31 ± 8 ^{5}	40 ± 12 ^{8}	32 ± 11 ^{20}	60 ± 20 ^{25}
r	0,976	0,932	0,948	0,985	0,967	0,957
a	0,0056	0,0033	0,0043	0,0079	0,0018	0,0012
b	— 0,0029	0,0189	0,0068	— 0,0418	0,0199	0,0087
opt. « global » : opt. « absolu » :	6 à 12° C vers 10° C				7 à 12° C vers 10° C	8 à 11° C vers 9,5° C

T. problematicus, Protaphorura trivontoernei, Onychiurus pseudogranulosus, O. silvarius, Typhlogastrura topali et *Acherontiella virax*) ; à 10° C sur 15 à 50 intermues selon les espèces, en général 25 (6 seulement chez *Protaphorura vannieri* et *Onychiurus sp.*) ; à 7° C sur 5 à 15 intermues selon les espèces, en général 10 (26 chez *Onychiurus sp.* ; 1 à 3 seulement chez *Tomocerus vulgaris, T. minor* et *Tritomurus scutellatus*).

A 0° C et en dessous, les adultes survivent mais ne muent que très rarement (tous les 2 à 6 mois en général à 0° C). Leur activité motrice est arrêtée (cf. VANNIER et THIBAUD, 1971).

En portant en *ordonnées* l'intermue en jours et en *abscisses* la température en °C, nous obtenons les graphiques 1 à 6.

Nous constatons que, pour une même espèce, plus la température augmente, plus l'intermue est court, et cela jusqu'aux températures léthales supérieures. L'intermue est alors une fonction simple de la température représentée par une *hyperbole*. En effet, la corrélation linéaire entre l'inverse des intermues et la température est très bonne (r = de 0,99 à 0,97 ; 0,93 à 0,95 pour *Onychiurus pseudogranulosus, O. sp., Protaphorura vannieri* et *Pseudosinella vandeli*). L'équation de la *droite* de *régression* est alors y = a x + b, avec $y = \frac{1}{D}$, D étant l'intermue en jours

Acherontides virax	*Bonetogastrura cavicola*	*Typhlogastrura topali*	*Folsomia candida*	*Heteromurus nitidus* : (G. de Liqué ; France)	(Catacombes ; Paris)	(G. de Postojna ; Yougos.)
29° C	29° C	29° C	28° C	30° C	32° C	27° C
†	†	†	26,5° : 7,3 ± 3 [90]	†	†	†
6 ± 1 [65]	7,5 ± 1 [50]	5 ± 1 [65]	6,3 ± 1 [70]	4,8 ± 1 [65]	6,5 ± 1 [60]	6 [70]
7,5 ± 1 [20]	10 ± 2 [15]	8,5 ± 2 [20]	8 ± 2 [20]	6,5 ± 2 [20]	7,8 ± 1 [20]	8 ± 2 [24]
9,5 ± 2 [8]	12 ± 1 [10]	11,5 ± 2 [10]	9 ± 2 [11]	8 ± 3 [10]	8,5 ± 2 [10]	10 ± 3 [12]
13,7 ± 3 [5]	16,5 ± 2 [10]	17,5 ± 5 [10]	18,5 ± 6 [10]	15,5 ± 3 [8]	16 ± 3 [9]	20 ± 4 [11]
30 ± 5 [6]	20 ± 3 [16]	25 ± 6 [17]	23 ± 5 [19]	29 ± 5 [15]	30 ± 4 [14]	40 ± 4 [18]
0,986	0,995	0,978	0,985	0,994	0,966	0,998
0,0077	0,0052	0,0093	0,0071	0,0104	0,0072	0,0085
— 0,0109	0,0120	— 0,0364	— 0,006	— 0,0357	— 0,0066	— 0,0317
8 à 16° C vers 12° C	8 à 15° C vers 11° C		8 à 14° C vers 11° C	9 à 15° C vers 12,5° C		

	Pseudosinella :				*Tomocerus* :						*Tritomurus scutellatus*	*Plutomurus* sp.
	vandeli	*theodoridesi*	*virei*	*subinflata*	*vulgaris*	*minor* (G. Ste Cath.)	*minor* (Brunoy)	*problematicus* (G. Moulis)	*problematicus* (G. l'Espugne)	*problematicus* (G. de Ste Cath.)		
θ léthales supérieure (Fry)	28,5° C	28,5° C	25° C	25° C	31° C	27° C	30° C	24° C	24° C	25° C	24,5° C	27° C
27,5° C	6,5 ^{92}	†	†	†	†	†	†	†	†	†	†	†
24° C	$5,5 \pm 1,5$ ^{70}	$6,5 \pm 2$ ^{72}	4 ^{92}	6 ± 7 ^{94}	5 ^{60}	$6,5 \pm 1$ ^{70}	7 ^{65}	†	†	†	†	7 ± 2 ^{72}
18° C	6 ± 2 ^{22}	8 ± 2 ^{21}	8 ± 2 ^{32}	10 ± 6 ^{30}	6,5 ^{20}	8 ± 2 ^{25}	9 ± 1 ^{22}	9 ^{80}	11 ^{78}	10 ^{80}	15 ^{82}	10,5 ^{25}
14,5° C	13 ± 4 ^{10}	9 ± 3 ^{10}	12 ± 1 ^{12}	15 ± 6 ^{15}	8 ^{10}	10 ± 2 ^{12}	12 ± 3 ^{12}	11 ± 2 ^{32}	$13,5 \pm 2$ ^{33}	13 ± 2 ^{36}	18 ± 5 ^{35}	13 ± 2 ^{15}
10° C	22 ± 4 ^{8}	20 ± 3 ^{8}	21 ± 4 ^{11}	30 ± 7 ^{10}	13 ± 4 ^{10}	$17,5 \pm 3$ ^{10}	$18,5 \pm 4$ ^{10}	$24,5 \pm 6$ ^{14}	22 ± 3 ^{15}	24 ± 5 ^{16}	20 ± 7 ^{14}	23 ± 4 ^{12}
7° C	24 ± 6 ^{12}	35 ± 5 ^{14}	36 ± 8 ^{9}	36 ± 8 ^{8}	20 ^{12}	27 ± 6 ^{12}	23 ± 3 ^{16}	32 ± 4 ^{8}	32 ± 7 ^{8}	34 ± 8 ^{7}	38 ± 2 ^{11}	49 ± 6 ^{20}
r	0,942	0,974	0,968	0,983	0,998	0,985	0,993	0,981	0,974	0,990	0,980	0,998
a	0,0095	0,0076	0,0128	0,0084	0,0089	0,0071	0,0061	0,0078	0,0056	0,0066	0,0033	0,0071
b	—0,0372	—0,0180	—0,0814	—0,0445	—0,0097	—0,0098	—0,0027	—0,028	—0,0088	—0,0197	0,0088	—0,0286
optimum « global » :	8 à 15° C		7 à 13° C		8 à 16° C	8 à 14° C		6 à 12° C			6 à 12° C	8 à 14° C
optimum « absolu » :	vers 11° C		vers 10° C		vers 12° C	vers 11° C		vers 9,5° C			vers 9,5° C	vers 10° C

et x la température en degrés Centigrades. Nous donnons dans les tableaux, pour chaque espèce, *r*, *a* et *b*.

Cependant, pour les espèces suivantes et à partir des températures inscrites entre parenthèses : *Typhlogastrura breuilli* (15° C), *Ceratophysella engadinensis* (18° C), *C. bengtssoni* (20° C), *Acherontiella variabilis* (16° C), *Bonetogastrura balazuci* (15° C), *Mesogastrura ojcoviensis* (22° C), *Mesachorutes quadriocellatus* (22° C), *Folsomia candida* (24° C), *F. similis* (22° C), (d'après Sharma et Kevan, 1963), *Pseudosinella vandeli* (25° C), l'intermue augmente légèrement avec la température (plus fortement pour *Ceratophysella engadinensis* et *C. bengtssoni*, ainsi que pour *Mesogastrura ojcoviensis* et *Mesachorutes quadriocellatus*) jusqu'à la température léthale supérieure. A partir de ces températures (inscrites ci-dessus entre parenthèses), D et θ ne sont plus liées par une fonction hyperbolique. Sur les graphiques, s'il y a lieu, les parties ascendantes des courbes ont été tracées d'après l'intermue moyen obtenu en élevage à 18,5, 22,5, 24 ou 27,5° C selon les espèces.

a) **Hypogastruridae.**

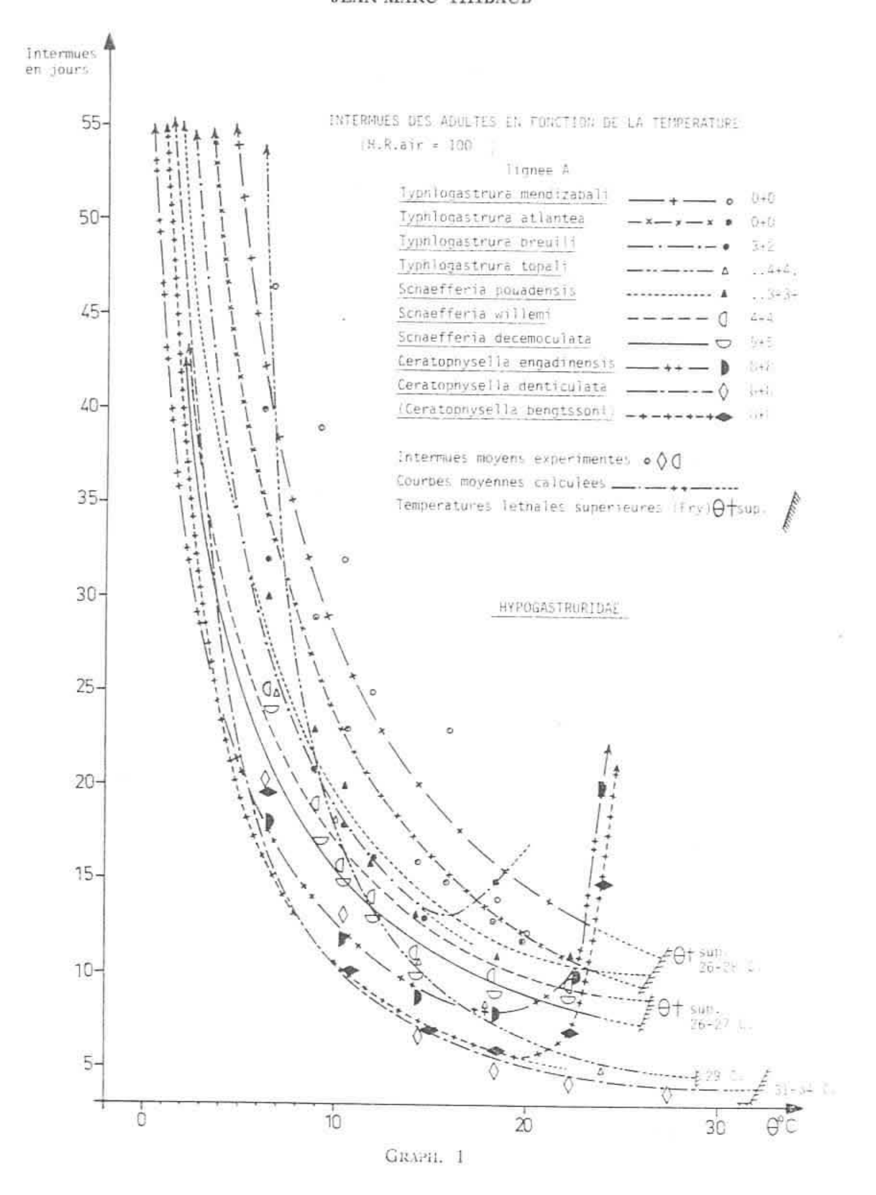
Sur le graphique 1 nous avons porté les courbes pour 9 espèces d'Hypograstruridae de la lignée A, lignée issue d'espèces proches de *Ceratophysella denticulata* ou de *C. engadinensis* et aboutissant aux espèces des genres *Schaefferia* et *Typhlogastrura* S.S. (cf. Thibaud, 1970 et 1975). Nous avons ajouté sur le graphique la courbe de *Ceratophysella bengtssoni*.

Les espèces dont l'intermue est le plus rapide sont les 3 espèces *hémiédaphiques : Ceratophysella denticulata*, puis *C. engadinensis* et *C. bengtssoni*. On rencontre parfois aussi ces espèces dans des grottes, généralement sur du guano de Chauves-souris : ce sont des *troglophiles* et des *guanophiles*. Notons que ces espèces ont toujours 8 + 8 cornéules. Signalons aussi que, chez *C. engadinensis* et *C. bengtssoni*, l'intermue augmente beaucoup à partir de 18 à 20° C et est très long à 27,5° C (vers 60 jours) ; la mortalité est d'ailleurs très forte à cette température (90 %). Leurs températures léthales supérieures sont comprises entre 31 et 34° C.

Les *Schaefferia* ont des intermues très proches les uns des autres : les plus courts étant ceux de *S. decemoculata*, les plus long ceux de *S. pouadensis*, ceux des autres espèces étant intermédiaires. Ce sont toutes des espèces *euédaphiques* et *troglophiles*, parfois muscicoles. Leurs températures léthales supérieures sont comprises entre 26 et 27° C. Il faut signaler que les deux espèces, *S. decemoculata* (5 + 5) et *S. willemi* (4 + 4), possédant encore le plus de cornéules ont des intermues plus courts que les espèces à nombre de cornéules réduit, telles *S. emucronata, S. quadrioculata, S. coeca* et enfin *S. pouadensis*.

Le 3e genre de la lignée A est un genre composé d'espèces *troglobies* ; nous en avons étudié les 4 européennes. Ici encore, ce sont les deux espèces, *Typhlogastrura breuili* (3 + 2) et *T. topali* (de 2 à 5, en général : 4 + 4), dont la régression oculaire n'est pas achevée qui ont des intermues les plus courts. *T. mendizabali* et *T. atlantea*, toutes deux anophthalmes, ont des intermues plus longs. Signalons que, à partir de 15° C, l'intermue de *T. breuili* augmente légèrement. Notons que *T. topali*, espèce vivant dans le guano, biotope tout à fait inhabituel pour un Hypogastruridae troglobie, présente une courbe d'intermue particulière avec inversion de la vitesse et une température léthale supérieure un peu plus forte (29° C) que celles des 3 autres *Typhlogastrura* (de 26 à 28° C).

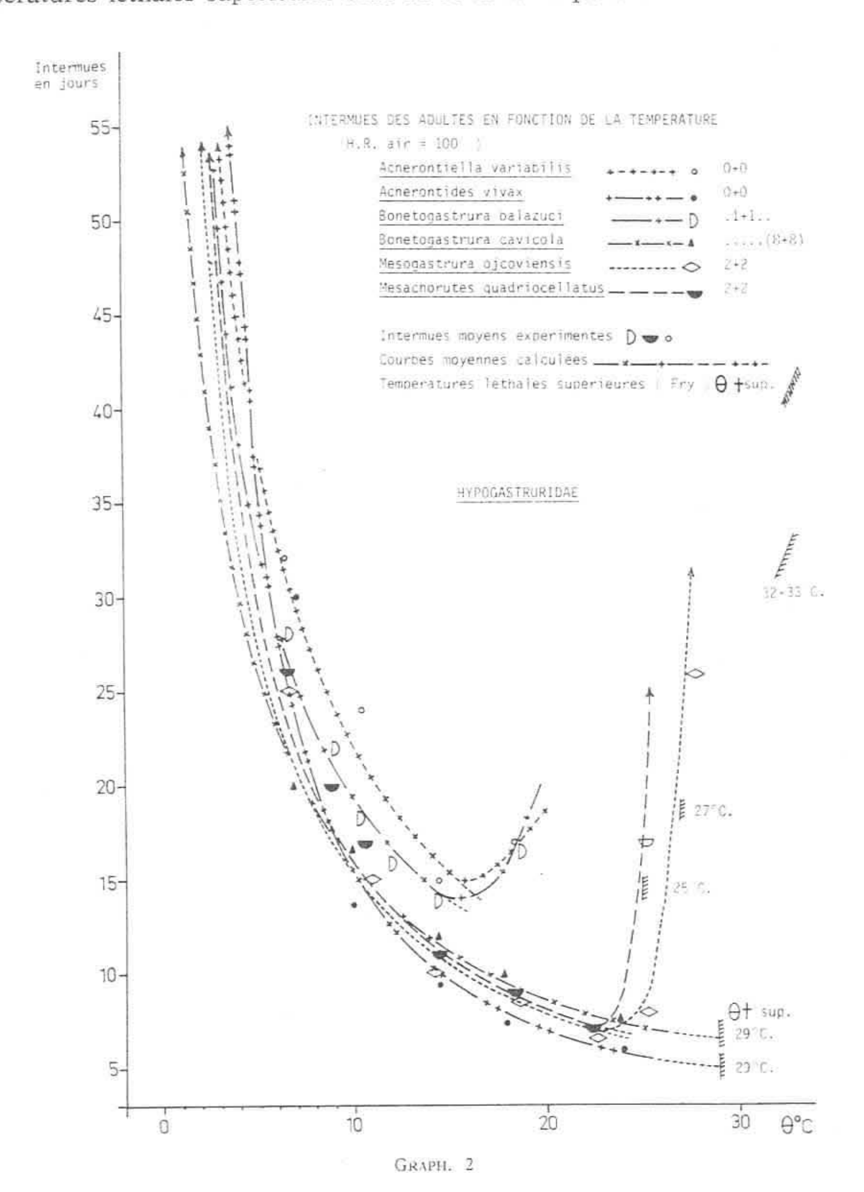
Sur le graphique 2 nous avons porté les courbes de 2 espèces de la lignée B, lignée issue d'espèces proches de *Ceratophysella armata* ou de *C. tuberculata*. Elles ont été placées dans le genre *Bonetogastrura* (cf. Thibaud, 1975) ce sont : *B. balazuci* et *B. cavicola*. Cette dernière espèce est souvent classée dans le genre *Ceratophysella*. C'est une espèce *hémiédaphique* et *troglophile*. Par contre, *B. balazuci*



GRAPH. 1

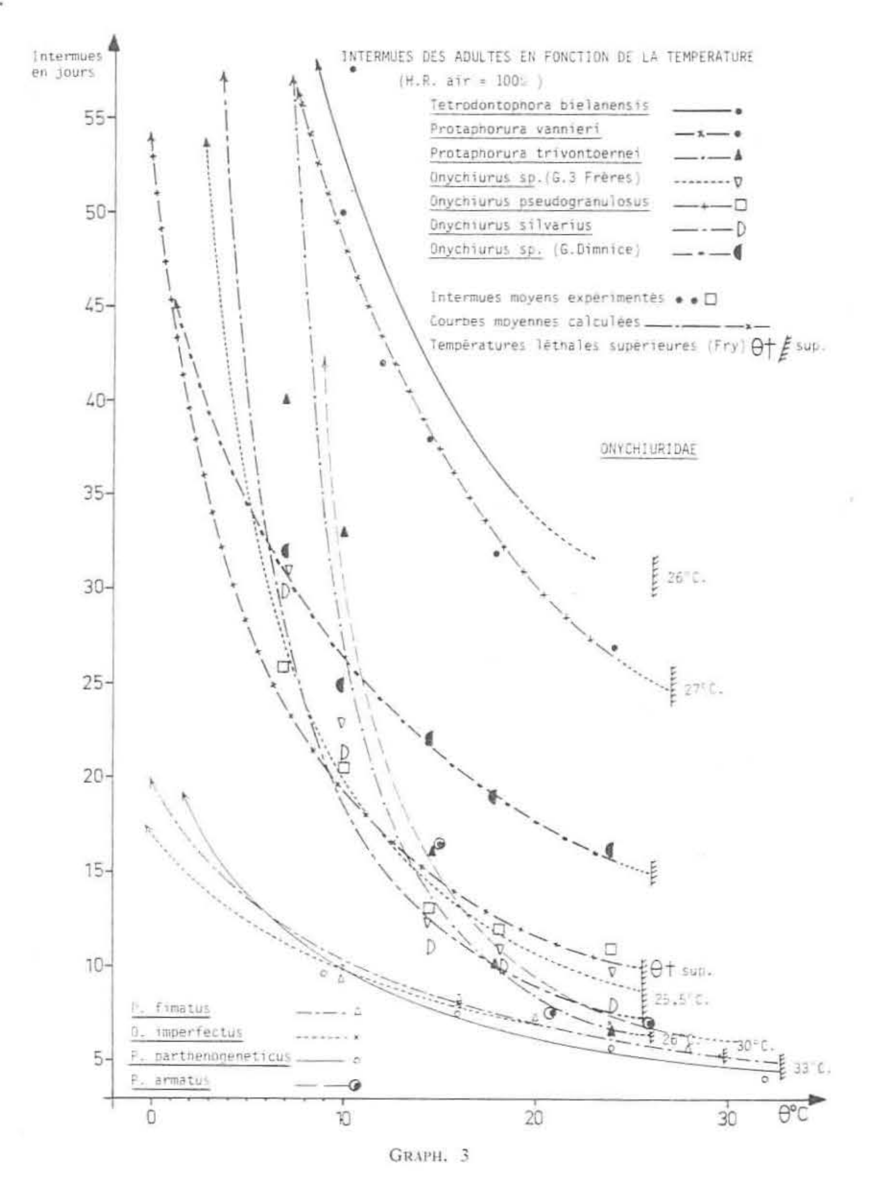
est une *troglobie*. *B. cavicola* est une espèce « charnière » entre les espèces de la lignée B du genre *Ceratophysella* et celles du genre *Bonetogastrura*. Ici encore, *B. balazuci*, espèce troglobie, à cornéules réduites (0 à 3, en général 1 + 1) a un intermue plus long que celui de *cavicola* espèce hémiédaphique-troglophile à nombre de cornéules généralement complet. Notons que *cavicola* a, elle, un intermue plus long que celui de *Ceratophysella denticulata*, espèce hémiédaphique à nombre de cornéules toujours complet. Enfin, la température léthale supérieure de *balazuci* est de 25° C, celle de *cavicola* de 29° C et, pour mémoire, celle de *C. denticulata* de 32 à 34° C. Remarquons aussi que les courbes d'intermue de *B. balazuci* et de *T. breuili* et celles de *S. decemoculata* et de *B. cavicola* sont très proches.

Sur ce même graphique 2 nous avons dessiné les courbes de 4 espèces : *Acherontiella variabilis* et *Acherontides vivax*, *Mesogastrura ojcoviensis* et *Mesachorutes quadriocellatus*, toutes quatre espèces *guanobies*, et pour les deux dernières *phléophiles* adaptées secondairement, par l'intermédiaire du guano, à la vie cavernicole. Notons que, pour *A. variabilis*, à partir de 16° C, l'intermue augmente légèrement et que, pour *M. ojcoviensis* et *M. quadriocellatus*, à partir de 24° C, l'intermue augmente beaucoup. On peut signaler aussi que les deux espèces guanobies-phléophiles, *M. ojcoviensis* et *M. quadriocellatus* ont des courbes d'intermues très proches, ainsi que l'espèce japonaise guanobie *Acherontides vivax*. Les températures léthales supérieures sont de 27 et 29° C pour *A. variabilis* et *A. vivax*



GRAPH. 2

et de 32 et 33° C pour *M. quadriocellatus* et *M. ojcoviensis*. Les 3 espèces *A. vivax*, *M. ojcoviensis* et *M. quadriocellatus* auraient une tendance « troglobie », tendance caractérisée par un cycle d'intermue plus long, moins forte que celle de *A. variabilis*.



GRAPH. 3

Dans la famille des Hypogastruridae on peut donc mettre en évidence un « gradient » assez net entre les espèces *troglobies* à cycle d'intermue assez long (dites espèces « lentes ») et les espèces *hémiédaphiques* à cycle d'intermue assez court (dites espèces « rapides », à « tendance épigée »). Les espèces *euédaphiques*, *troglophiles* et *guanobies* étant intermédiaires.

b) **Onychiuridae.**

Nous avons étudié les intermues chez 7 espèces de cette famille : un *Tetrodontophora*, deux *Protaphorura* et quatre *Onychiurus* (graphique 3). Nous avons comparé nos courbes à celles tirées des résultats publiés par CHOUDHURI (1963) et SNIDER (1974). Ce sont toutes des espèces *édaphiques* au sens large.

Les deux plus « lentes », au point de vue cycle d'intermue, sont *Tetrodontophora bielanensis* et *Protaphorura vannieri*. La première vit dans les forêts montagneuses (800 à 1 500 m) humides et froides de l'Europe centrale, dans la litière et autour des troncs d'arbres, plus rarement dans des grottes. La seconde n'est connue actuellement que du sol et de la litière du parc du laboratoire du Museum à Brunoy. Signalons que *P. vannieri* présente des alternances d'intermues longs et courts, ceci particulièrement vers 10° C. Une étude précise sera prochainement menée sur cette espèce. Signalons aussi que cette espèce mange parfois sa mue (30 % des cas).

Protaphorura trivontoernei et *P. armatus* (d'après SNIDER, 1974) espèces assez « lentes », ont des courbes très proches. La première est connue des Alpes ; nos animaux d'expérience proviennent de la grotte glacée de la Scarisoara en Roumanie. Par contre, la seconde est trouvée généralement dans les terrains plutôt secs. L'*Onychiurus* sp. de la grotte de Dimnice en Yougoslavie est, elle aussi, une espèce assez « lente ». Les 3 espèces d'*Onychiurus* : *O. pseudogranulosus*, *O. silvarius* et *O. sp* de la grotte des Trois Frères (en Ariège) ont des courbes d'intermues assez proches et sont un peu plus « rapides », surtout *O. silvarius*. Ces 3 espèces vivent dans le sol et la litière des forêts et parfois dans des grottes, comme c'est le cas pour nos animaux d'expérience. Toutes les espèces ci-dessous ont des températures léthales supérieures situées entre 25,5 et 27° C.

Par contre, les 3 espèces étudiées par CHOUDHURI en 1963 (*P. fimatus*, *P. parthenogeneticus* et *O. imperfectus*) ont des températures léthales plus élevées : vers 30 à 33° C. Leurs courbes d'intermues montrent que ce sont des espèces plus « rapides », qui présentent donc une tendance plus épigée. Les animaux d'expériences de Choudhuri proviennent du sol et de mousses d'Angleterre. Ces trois espèces sont connues des sols, compost et parfois des grottes d'Europe. Seule *P. hortensis* (= *P. parthenogeneticus*) est donnée comme provenant de stations ensoleillées.

Chez les *Onychiuridae*, tous *édaphiques* au sens large, parfois *troglophiles*, les courbes d'intermue en fonction de la température sont diverses et cette diversité n'est pas explicable par les biotopes des espèces. Signalons la « lenteur » de certaines espèces, telles *Tetrodontophora bielanensis* et *Protaphorura vannieri*.

(La suite de cet article paraîtra dans le fascicule suivant de ce même tome).